Труды Зоологического института РАН
Том 323, № 4, 2019, с. 523–532
10.31610/trudyzin/2019.323.4.523



УДК 57.017.645

Структура желточного синцитиального слоя в постэмбриональном развитии бирюзовой акары, *Andinoacara rivulatus* (Günther), 1860 (Cichlidae)

Е.А. Кондакова[1]*, Ф.Н. Шкиль[2, 3] и В.И. Ефремов[1]

[1]*Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: 23eak@mail.ru, katekondakova1989@gmail.com*

[2]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр. 33, 119071 Москва, Россия; e-mail: fedorshkil@gmail.com*

[3]*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, ул. Вавилова 26, 119334 Москва, Россия; e-mail: fedorshkil@gmail.com*

РЕЗЮМЕ

Временные, «внезародышевые» структуры имеют большое значение для развития представителей многих таксонов Metazoa и характеризуются значительным разнообразием. Желточный синцитиальный слой (ЖСС) – это провизорная система, входящая в состав желточного комплекса зародышей и личинок костистых рыб и выполняющая морфогенетическую, трофическую и иммунную функции. Несмотря на важную роль ЖСС в раннем онтогенезе рыб, данные об его структуре носят фрагментарный характер. В настоящей работе приводится описание организации ЖСС личинок бирюзовой акары, *Andinoacara rivulatus* (Cichlidae), полученное на основе анализа серийных гистологических срезов. Цитоплазма ЖСС заполнена желточными включениями, размер которых уменьшается в направлении от базальной к апикальной поверхности ЖСС. Способ интернализации фрагментов желтка являет-ся одной из наиболее вариабельных черт ЖСС у представителей исследованных видов Teleostei. Ядра ЖСС исключительно сложной формы с заметными крупными ядрышками. Масса желтка, ассимиля-цию которого осуществляет ЖСС, состоит из гомогенных глобул. В ней находятся многочисленные жи-ровые капли, многие из которых контактируют с его базальной поверхностью. Из-за взаимодействия с жировыми каплями толщина ЖСС очень неравномерна. Значительная часть апикальной поверхности ЖСС покрыта кровеносными сосудами и пигментными клетками. В период смешанного питания жел-точный комплекс располагается спереди от печени. Таким образом, желточный комплекс бирюзовой акары имеет сложную хорошо дифференцированную организацию. Полученные данные расширяют наши представления о морфологии провизорных систем рыб и позволяют выявить их общие и видоспе-ц ифические черты.

Ключевые слова: бирюзовая акара *Andinoacara rivulatus,* желточный синцитиальный слой, постэмбриональное развитие

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

Structure of the yolk syncytial layer during postembryonic development of *Andinoacara rivulatus* (Günther), 1860 (Cichlidae)

E.A. Kondakova[1]*, F.N. Shkil[2, 3] and V.I. Efremov[1]

[1]*Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: 23eak@mail.ru, katekondakova1989@gmail.com*

[2]*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninsky Pr. 33, 119071 Moscow, Russia; e-mail: fedorshkil@gmail.com*

[3]*Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences, Vavilov Str. 26, 119334 Moscow, Russia; e-mail: fedorshkil@gmail.com*

ABSTRACT

Temporary “extraembryonic” systems are important for the development of representatives of many Metazoan taxa and are characterized by significant diversity. The yolk syncytial layer (YSL), a component of embryonic and larval teleost yolk complex, is a provisory structure performing morphogenetic, nutritional and immune functions. Despite the crucial role of YSL in the early ontogeny of bony fishes, the data concerning YSL structure and morphological diversity is scant. Here, we describe YSL organization in the postembryonic development of the green terror cichlid, *Andinoacara rivulatus,* studied by the analysis of serial histological sections. YSL cytoplasm contains numerous yolk inclusions decreasing in size from basal to apical surface of YSL. The mode of yolk engulfment is one of the most variable YSL characteristics in the species studied. The yolk syncytial nuclei (YSN) have especially complex shape, and large nucleoli are well distinguished. The yolk mass consists of homogenous globules. It contains the oil globules, many of which are in contact with the basal surface of YSL. The YSL thickness is very uneven due to its interaction with oil globules. Significant part of the apical YSL surface is associated with the blood vessels and pigment cells. During the period of mixed feeding the yolk complex locates anterior to the liver. Thus, the yolk complex of green terror cichlid has a well-differentiated structure. Our results contribute to the knowledge of the morphology of fish temporary systems and allow clarifying their common and species-specific features.

Key words: green terror cichlid, *Andinoacara rivulatus*, yolk syncytial layer, postembryonic development

ВВЕДЕНИЕ

Провизорные структуры имеют большое значение для развития представителей многих групп Metazoa и характеризуются значительным разнообразием (Иванова-Казас [Ivanova-Kazas] 1995; Enders 2009). Несмотря на различное эволюционное происхождение и способы образования, для многих из них характерны общие черты, такие как синцитиальная организация и полиплоидные ядра. Одной из таких структур является желточный синцитиальный слой (ЖСС) – временное многофункциональное симпластическое образование, свойственное животным с меробластическим типом развития (Иванова-Казас [Ivanova-Kazas] 1995; Godard et al 2014). В этом контексте термины «симпласт» и «синцитий» – синонимы, применяемые к клеточной структуре с единой массой цитоплазмы и многочисленными ядрами. ЖСС располагается на периферии желточной сферы (желточного комплекса), помимо него состоящей из тонкого желточного цитоплазматического слоя (ЖЦС), желтка и жировых капель (если представлены) (Fuentes and Fernandez 2010).

Образование ЖСС обусловлено отсутствием цитокинеза между дочерними клетками краевых бластомеров и разборкой их предсуществующих мембран, в результате чего эти клетки объединяются в симпласт. Это очень быстрый процесс, который выглядит как «морфогенетический коллапс» с опусканием ядер краевых клеток бластодермы в ЖЦС (Chu et al. 2012; Takesono et al. 2012). Некоторые авторы определяют ЖСС как внезародышевую энтодерму, в пользу чего свидетельствуют общность

функций ЖСС и энтодермы и экспрессия в нем некоторых энтодермальных маркеров (Cooper and Virta 2007).

Собственные и литературные данные говорят о принципиальном единстве организации ЖСС костистых рыб как симпласта с полиморфными крупными ядрами. ЖСС выполняет не только трофическую (метаболизм желтка, транспорт ионов и низкомолекулярных соединений из желтка), но и морфогенетическую функции. Участок ЖСС с проспективной дорсальной стороны функционирует как центр Ньюкупа. Кроме того, ЖСС участвует в спецификации энтодермы и вентролатеральной мезодермы, развитии пищеварительной и сердечно-сосудистой систем и других структур (Carvalho and Heisenberg 2010). В ЖСС синтезируются некоторые участники реакций врожденного иммунитета (Fu et al. 2019a, b). Будучи провизорной системой, по окончании своего функционирования ЖСС подвергается программированной гибели (Walzer and Schönenberger 1979a, b; Kondakova and Efremov 2014; Kondakova et al. 2016).

Несмотря на выявленную общность строения и функций ЖСС у ряда костистых рыб были отмечены и некоторые видоспецифические особенности его организации (Jaroszewska and Dabrowski 2011; Kondakova et al. 2017a), что ставит вопрос о степени консерватизма и изменчивости ЖСС у костистых рыб, принадлежащих к разным систематическим группам и обитающим в различных условиях. Принимая во внимание огромное экологическое, морфологическое и онтогенетическое разнообразие рыб, детальное и всестороннее изучение организации их ЖСС может пролить свет на многие теоретические и практические вопросы. Во-первых, это вопросы о природе явлений, характерных для симпластов, в частности их регионализации, т.е. разделения функций между участками. Во-вторых, это проблемы многообразия и эволюции провизорных структур позвоночных, их роли в онтогенезе, формировании адаптаций, микро- и макроэволюционных преобразованиях различных таксономических групп. С практической точки зрения данные по организации и функционированию ЖСС рыб необходимы для разработки методик по выращиванию рыб, являющихся объектами современной аквакультуры, т.к. позволяют понять и минимизировать причины высокой смертности личинок в переходе к активному питанию.

Целью настоящей работы является описание морфологии и организации ЖСС в постэмбриональном развитии одного из объектов современной эволюционной биологии развития американской цихлиды акары бирюзовой, *Andinoacara rivulatus* (Günther, 1860) (Perciformes; Cichlidae; Cichlasomatinae).

Сокращения учреждений: СПбГУ, Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия), ИБР, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук (Москва, Россия), ИПЭЭ РАН (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (Москва, Россия).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельного объекта были использованы личинки акары бирюзовой, *Andinoacara rivulatus* в периоды желточного и смешанного питания (n=4, где n – число личинок). Данный вид является популярным объектом аквариумистики, что обусловлено неприхотливостью в содержании и простотой разведения. Потомство было получено в результате естественного нереста родительской пары из лабораторной линии рыб, содержащейся в ИПЭЭ РАН. Инкубация икры и последующее развитие личинок происходило в аквариуме (V=100 л) при температуре воды +24 – +25 °С и постоянной аэрации. Световой режим был день/ночь – 12/12 ч. Каждые три–четыре дня производилась подмена 1/5 объема воды и чистка дна аквариума. Кормление личинок осуществлялось живыми науплиями артемии *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), декапсулированным яйцом артемии и искусственным стартовым кормом (Tetra, Germany).

Личинки фиксировали в жидкости Буэна с последующим проведением по градиенту растворов этилового спирта. Материал хранили в 70° этаноле, обезвоживали в серии растворов этилового спирта восходящей концентрации, затем выдерживали в хлороформе, смеси хлороформа и парапласта и заливали в парапласт (Paraplast, Leica, Германия). Серийные гистологические срезы в парасагиттальной и фронтальной плоскостях были получены при помо-

щи санного микротома Leica SM 2010R (Leica Microsystems, Германия) в ресурсном центре «Развитие молекулярных и клеточных технологий» (РЦ РМиКТ) Санкт-Петербургского государственного университета. Срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну либо гематоксилином Карацци с эозином (BioVitrum, Россия). Гистологические препараты изучали под микроскопом Carl Zeiss Primo Star и фотографировали при помощи оснащенного фотокамерой микроскопа Leica DMI6000 в РЦ РМиКТ СПбГУ. Полученные изображения обрабатывали с помощью программы Adobe Photoshop 7.0. Для измерений использовали программу Leica LAS Core.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Желточный комплекс бирюзовой акары имеет сложную хорошо дифференцированную организацию. Многочисленные жировые капли распределены в массе желтка, состоящей из желточных глобул (Рис. 1, 2). Такое расположение жировых капель сохраняется на обеих исследованных стадиях: желточного и смешанного питания. ЖСС окружает жировые капли полностью или частично (Рис. 1, 2). Цитоплазма ЖСС наполнена желточными включениями, размер которых уменьшается в направлении от базальной к апикальной поверхности ЖСС (Рис. 1C, 2B). Граница между массой желтка и цитоплазмой ЖСС не всегда различима на гистологических срезах, особенно в период смешанного питания (Рис. 2).

Ядра ЖСС исключительно сложной формы, зачастую с многочисленными тонкими выростами (Рис. 3). Самое крупное из отмеченных ядер – более 54 μm в длину (Рис. 3A). Ядрышки в ядрах ЖСС очень крупные, округлые или вытянутые. Различия в интенсивности окраски ядер ЖСС гематоксилином указывают на разное соотношение эу- и гетерохроматина (Рис. 3).

Значительная часть апикальной поверхности ЖСС контактирует с кровеносными сосудами, в особенности у личинок в период эндотрофии (Рис. 1A, 2B). Также к ЖСС прилегает большое количество пигментных клеток – меланофоров, в первую очередь в передней области (Рис. 2A). Пигментные клетки часто связаны с сосудами желточного мешка. На обеих рассмотренных стадиях печень «ажурная», т.е. в ее клетках содержатся липидные включения (Рис 2, 3A). В период смешанного питания желточный комплекс находится спереди от печени (Рис 2). В клетках дефинитивных структур личинок желточных включений не отмечено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Желточный комплекс костистых рыб тесно связан с печенью как анатомически, так и функционально. На ранних этапах развития ЖСС выполняет метаболические функции, которые позже осуществляет печень, а также участвует в ее развитии. Положение печени относительно желточного комплекса у разных таксонов костистых рыб варьирует. Как показали наши исследования, *A. rivulatus* демонстрирует сходную с сиговыми локализацию желточного комплекса – спереди от печени (Kunz 2004; Carvalho and Heisenberg 2010; Kondakova 2017a).

Масса желтка *A. rivulatus* представлена гомогенными эозинофильными глобулами. Железный гематоксилин по Гейденгайну окрашивает желток в черный цвет. Такая организация желтка и жировых капель характерна для цихловых рыб. В частности, она была отмечена у скалярии – *Pterophyllum scalare* (Schultze, 1823) и нильской тиляпии – *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Kunz 1964, 2004; Morrison et al. 2001). В диплоидных клетках личинок *A. rivulatus* желточных включений не отмечено, что характерно для костистых рыб, т.к. желток в диплоидных клетках исчерпывается в ходе эмбриогенеза. Исключением является *Oncorhynchus mykiss* (*Salmo gairdneri*) (Walbaum, 1792), у которого желточные включения присутствуют в клетках тканей личинки до начала желточного кровообращения (Sire et al. 1994).

ЖСС личинок *A. rivulatus* характеризуется сложной организацией, в которой можно выделить как видоспецифические, так и общие для всех костистых рыб черты. Так, общей чертой ЖСС костистых рыб является структурная регионализация. Она связана с различной интенсивностью и характером процессов ассимиляции желтка в разных областях и взаимодействием с прилежащими структурами. Структурная регионализация ЖСС *A. rivulatus* определена взаимодействием одних участков

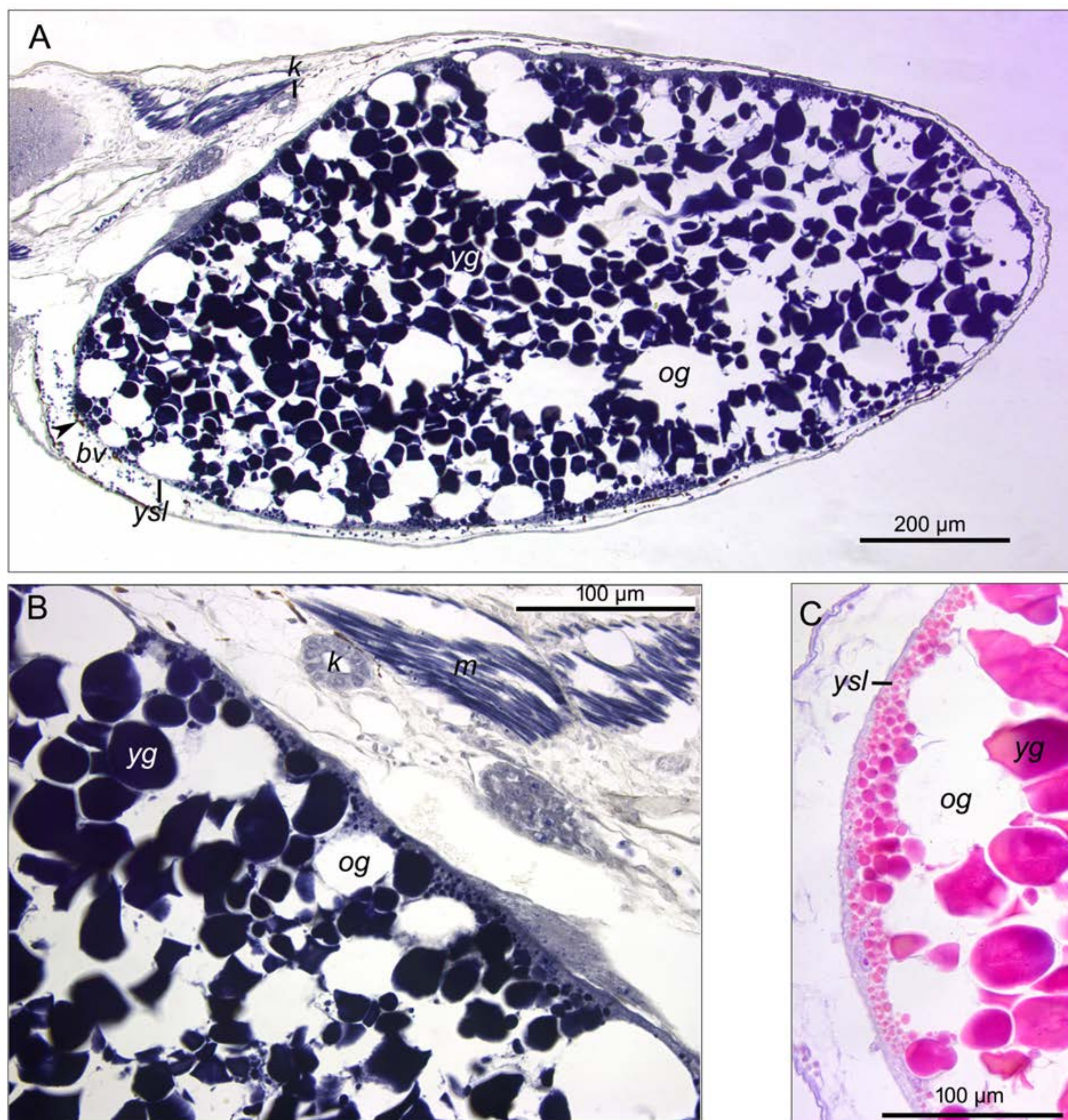


Рис. 1. *Andinoacara rivulatus* во время желточного питания (показаны организация массы желтка, распределение жировых капель, ЖСС неравномерной толщины с цитоплазмой, заполненной желточными включениями, кровеносные сосуды): A – общий вид желточного комплекса, парасагиттальный срез, окраска железным гематоксилином по Гейденгайну, наконечник стрелки указывает на пигментную клетку; B – передне-дорсальный участок желточного комплекса (увеличенный фрагмент A); C – задняя область желточного комплекса, фронтальный срез, окраска гематоксилином Карацци и эозином. Сокращения: *bv* – кровеносный сосуд; *k* – почка; *m* – миомер; *og* – жировая капля; *yg* – желточная глобула; *ysl* – желточный синцитиальный слой.

Fig 1. *Andinoacara rivulatus* during endogenous feeding (the figure depicts structural organization of yolk mass, distribution of lipid droplets, YSL of unequal thickness with cytoplasm filled with yolk inclusions, blood vessels): A – general view of the yolk complex, parasagittal section, staining with Heidenhain's iron hematoxylin, an arrowhead indicates the pigment cell; B – anterodorsal region of the yolk complex (the magnified fragment of A); C – the posterior region of the yolk complex, frontal section, staining with Carazzi's hematoxylin and eosin. Abbreviations: *bv* – blood vessel; *k* – kidney; *m* – myomer; *og* – oil globule; *yg* – yolk globule; *ysl* – yolk syncytial layer. Scale bar = 100 µm (C).

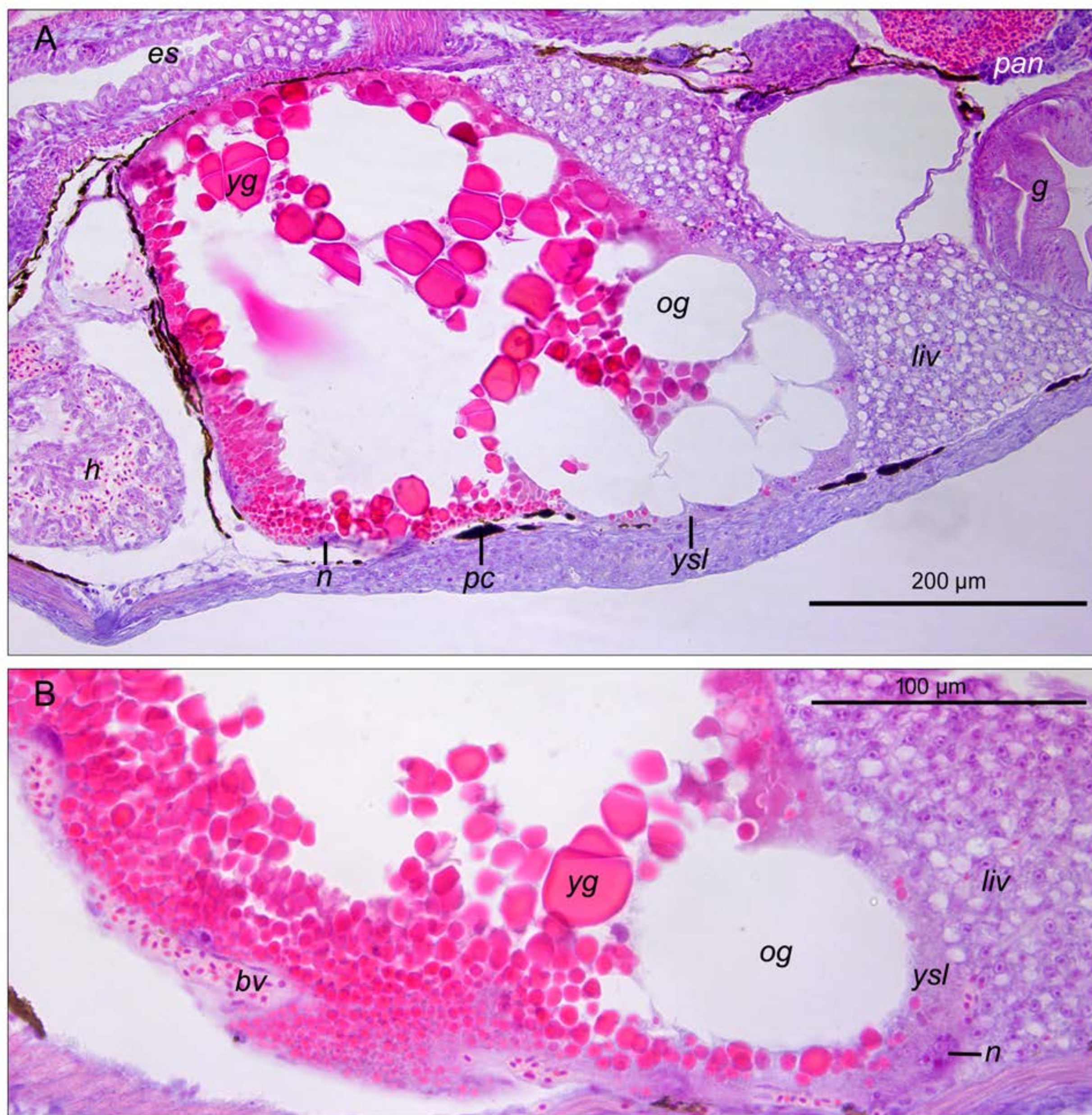


Рис. 2. *Andinoacara rivulatus* во время смешанного питания (показаны организация и анатомическое положение желточного комплекса; парасагиттальные срезы; окраска гематоксилином Карацци и эозином): A – общий вид желточного комплекса; B – задняя область желточного комплекса с жировыми каплями, желточными глобулами и многочисленными включениями в цитоплазме ЖСС. Сокращения: *bv* – кровеносный сосуд; *g* – кишка; *es* – пищевод; *h* – сердце; *liv* – печень; *n* – ядро ЖСС; *og* – жировая капля; *pan* – поджелудочная железа; *pc* – пигментная клетка; *yg* – желточная глобула; *ysl* – желточный синцитиальный слой.

Fig. 2. *Andinoacara rivulatus* during mixed feeding (the structural organization and anatomical position of the yolk complex are shown; parasagittal sections; staining with Carazzi's hematoxylin and eosin): A – general view of yolk complex; B – posterior region of the yolk complex with oil globules and numerous yolk inclusions in the YSL cytoplasm. Abbreviations: *bv* – blood vessel; *es* – oesophagus; *g* – gut; *h* – heart; *liv* – liver; *n* – YSN; *og* – oil globule; *pan* – pancreas; *pc* – pigment cell; *yg* – yolk globule; *ysl* – yolk syncytial layer.

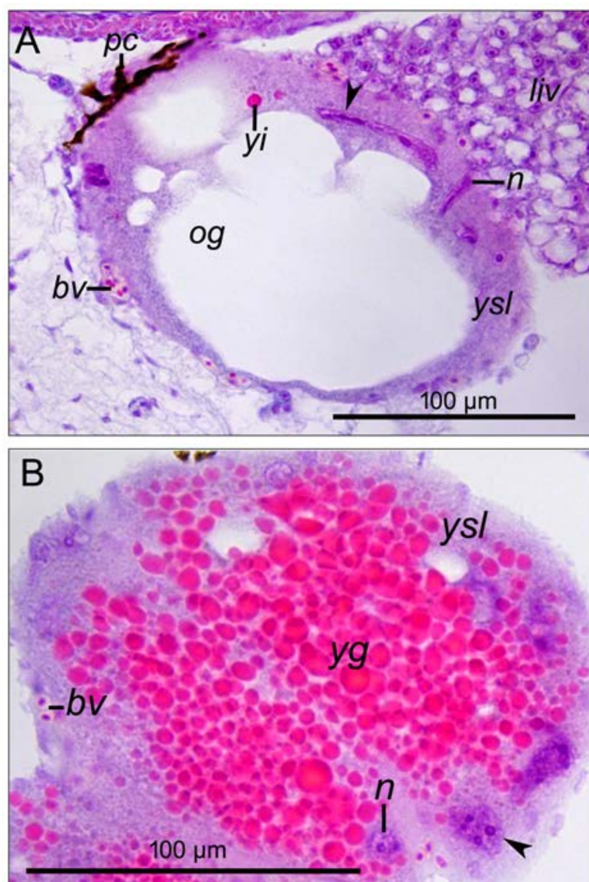


Рис. 3. *Andinoacara rivulatus* во время смешанного питания (ядра ЖСС неправильной формы, крупные, с разным содержанием эу- и гетерохроматина; фронтальные срезы; окраска гематоксилином Карацци и эозином): А – наконечником стрелки показано самое крупное из отмеченных ядер ЖСС; В – наконечником стрелки показано ядро с четырьмя крупными ядрышками. Сокращения: *bv* – кровеносный сосуд; *liv* – печень; *n* – ядро ЖСС; *og* – жировая капля; *pc* – пигментная клетка; *yg* – желточная глобула; *yi* – желточное включение; *ysl* – желточный синцитиальный слой.

Fig. 3. *Andinoacara rivulatus* during mixed feeding (the large YSN of irregular shape with different content of eu- and heterochromatin; frontal sections; staining with Carazzi's hematoxylin and eosin): A – an arrowhead shows the largest YSN found. B – An arrowhead indicates the YSN with four large nucleoli. Abbreviations: *bv* – blood vessel; *liv* – liver; *n* – YSN, *og* – oil globule; *pc* – pigment cell; *yg* – yolk globule; *yi* – yolk inclusion; *ysl* – yolk syncytial layer.

ЖСС с жировыми каплями, других – с желточными глобулами. В целом регионализация ЖСС *A. rivulatus* выражена в меньшей степени, чем в случаях, когда в желточном комплексе имеется одна или несколько жировых капель и единая масса желтка, как, например, у поздних зародышей и личинок трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) и личинок сиговых рыб (Kondakova et al. 2017a, 2019a). У личинок некоторых рыб, имеющих крупную жировую каплю, также описано подразделение желточного комплекса на два компартмента, когда цитоплазма ЖСС окружает жировую каплю (Mani-Ponset et al. 1994, 1996; Poupard et al. 2000; Ostaszewska 2005). У *A. rivulatus* подобного разделения не отмечено, и распределение жировых капель не меняется в ходе развития. Из-за взаимодействия с многочисленными жировыми каплями толщина ЖСС очень неравномерна. По всей видимости, эти морфологические особенности ЖСС определяют способ поглощения фрагментов желтка у *A. rivulatus,* который, на наш взгляд, значительно отличается от такового у *G. aculeatus*. Как было указано выше, в передней области желточного комплекса *G. aculeatus* имеется несколько жировых капель, полностью окруженных ЖСС. Отделившиеся от единой эозинофильной массы желтка мелкие округлые фрагменты, контактирующие с базальной поверхностью ЖСС, окрашиваются эозином очень слабо. Количество эозинофильных желточных включений в цитоплазме ЖСС *G. aculeatus* минимально (Kondakova et al. 2019a). У *A. rivulatus*, напротив, цитоплазма ЖСС в местах взаимодействия с глобулами желтка наполнена эозинофильными желточными включениями. У многих видов костистых рыб базальная поверхность ЖСС образует выросты в толщу желтка (Lentz and Trinkaus 1967; Walzer and Schönenberger 1979a; Mani-Ponset et al. 1996). У личинок *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758) и *Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758) эти выросты имеют вид пузырьков на стебельках («blebs») (Morrison 1993; Skjarven et al. 2003). Также у исследуемого вида не выявлено характерной для Coregonidae и, в меньшей степени, *G. aculeatus,* исчерченности ЖСС в области, прилежащей к жировым каплям (Kondakova et al. 2017a, 2019a).

Другой общей для Teleostei характеристикой ЖСС является наличие крупных ядер с высокой степенью плоидности (Корж [Korzh] и др. 1989, 1990; Kageyama 1996). Ядра ЖСС *A. rivulatus* крупные, сложной формы. У *A. rivulatus* так же, как и у ряда ранее изученных нами видов (*Danio rerio* (Hamilton, 1822)*, Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758)*, Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758),

G. aculeatus, четыре вида сиговых рыб), ядра различаются по интенсивности окраски гематоксилином (Kondakova and Efremov, 2014a; Kondakova et al. 2016, 2017ab, 2019a). Встречаются как очень светлые ядра, так и интенсивно окрашенные, что свидетельствует о различном соотношении в них эу- и гетерохроматина. Эти особенности ядер говорят об отличиях по интенсивности транскрипции, дифференциальной активности генов в разных ядрах симпласта. Интересно отметить, что подобное явление обнаружено в уникальной провизорной структуре, не гомологичной и не аналогичной ЖСС – симпласте липидного мешка арктическо-бореальной рыбы *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) (Кондакова [Kondakova] и др. 2019b).

Апикальная поверхность ЖСС *A. rivulatus* контактирует с кровеносными сосудами. Сходная организация кровеносной сети желточного мешка показана у трех видов цихлид (Fishelson 1995). Контакт ЖСС с пигментными клетками, отмеченный у исследуемого нами объекта, ранее описан для ряда костистых рыб *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758), *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758), *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758), *D. rerio, C. carpio, G. aculeatus,* четырех видов сиговых рыб и др. (Mani-Ponset et al. 1996; Poupard et al. 2000; Kondakova et al. 2016, 2017a, 2019a).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространенность организации провизорной системы, утилизирующей желток, в виде симпласта с полиморфными полиплоидными ядрами, свидетельствует о ее высокой эффективности. Несмотря на фундаментальное сходство организации желточного комплекса большинства изученных костистых рыб, имеются ее видоспецифические особенности. Одной из наиболее вариабельных черт ЖСС является способ интернализации фрагментов желтка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ресурсному центру «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ за предоставление оборудования и помощь специалистов. Авторы признательны А.В. Петухову за помощь с доставкой фиксированного материала из Москвы в Санкт-Петербург. Авторы благодарны двум анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи и полезные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Carvalho L. and Heisenberg C.P. 2010. The yolk syncytial layer in early zebrafish development. *Trends in Cell Biology*, **20**(10): 586–592. https://doi.org/10.1016/j.tcb.2010.06.009

Chu L.T., Fong S.H., Kondrychyn I., Loh S. L., Ye Z. and Korzh V. 2012. Yolk syncytial layer formation is a failure of cytokinesis mediated by Rock1 function in the early zebrafish embryo. *Biology Open*, **1**(8): 747–753. https://doi.org/10.1242/bio.20121636

Cooper M.S. and Virta V.C. 2007. Evolution of gastrulation in the ray-finned (actinopterygian) fishes. *Journal of Experimental Zoology Part B. Molecular and Developmental Evolution*, **308**(5): 591–608. https://doi.org/10.1002/jez.b.21142

Enders A.C. 2009. Reasons for diversity of placental structure. *Placenta*, **30**: 15–18. https://doi.org/10.1016/j.placenta.2008.09.018

Fishelson L. 1995. Ontogenesis of cytological structures around the yolk sac during embryologic and early larval development of some cichlid fishes. *Journal of Fish Biology*, **47**(3): 479–491. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01916.x

Fu Y.W., Zhu C.K. and Zhang Q.Z. 2019a. Molecular characterization and expression analysis of complement component C3 in southern catfish (*Silurus meridionalis*) and a whole mount in situ hybridization study on its ontogeny. *Fish & Shellfish Immunology*, **84**: 865–875. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.10.083

Fu Y.W., Zhu C.K., Zhang Q.Z. and Hou T.L. 2019b. Molecular characterization, expression analysis, and ontogeny of complement component C9 in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Fish & Shellfish Immunology*, **86**: 449–458. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.11.069

Fuentes R. and Fernández J. 2010. Ooplasmic segregation in the zebrafish zygote and early embryo: pattern of ooplasmic movements and transport pathways. *Developmental Dynamics*, **239**(8): 2172–2189. https://doi.org/10.1002/dvdy.22349

Godard B.G., Coolen M., Le Panse S., Gombault A., Ferreiro-Galve S., Laguerre L., Lagadec R., Wincker P., Poulain J., Da Silva C., Kuraku S., Carre W., Boutet A. and Mazan S. 2014. Mechanisms of endoderm formation in a cartilaginous fish reveal ancestral and homoplastic traits in jawed vertebrates. *Biology Open*, **3**(11): 1098–1107. https://doi.org/10.1242/bio.20148037

Ivanova-Kazas O.M. 1995. Evolutionary Embryology of Animals. Nauka, Saint Petersburg, 565 p. [In Russian].

Jaroszewska M. and Dabrowski K. 2011. Utilization of yolk: transition from endogenous to exogenous nutrition in fish. In: G.J. Holt (Ed.). Larval Fish Nutrition. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa: 183– 218. https://doi.org/10.1002/9780470959862.ch6

Kageyama T. 1996. Polyploidization of nuclei in the yolk syncytial layer of the embryo of the medaka, Oryzias latipes, after the halt of mitosis. *Development, Growth & Differentiation*, **38**(2): 119–127. https://doi.org/10.1046/j.1440-169X.1996.t01-1-00001.x

Kondakova E.A. and Efremov V.I. 2014. Morphofunctional transformations of the yolk syncytial layer during zebrafish development. *Journal of Morphology*, **275**(2): 206–216. https://doi.org/10.1002/jmor.20209

Kondakova E.A., Efremov V.I. and Nazarov V.A. 2016. Structure of the yolk syncytial layer in Teleostei and analogous structures in animals of the meroblastic type of development. *Biology Bulletin*, **43**(3): 208–215. https://doi.org/10.1134/S1062359016030055

Kondakova E.A., Efremov V.I. and Bogdanova V.A. 2017a. Structure of the yolk syncytial layer in the larvae of whitefishes: A histological study. *Russian Journal of Developmental Biology*, **48**(3): 176–184. https://doi.org/10.1134/S1062360417030055

Kondakova E., Neklyudova I. and Efremov V. 2017b. The yolk syncytial layer of loach, *Misgurnus fossilis* (Teleostei) during early development. *Zygote*, **25**(4), 489–497. https://doi.org/10.1017/S0967199417000314

Kondakova E.A., Efremov V.I. and Kozin V.V. 2019a. Common and specific features of organization of the yolk syncytial layer of Teleostei as exemplified in *Gasterosteus aculeatus* L. *Biology Bulletin*, **46**(1): 26–32. https://doi.org/10.1134/S1062359019010023

Kondakova E.A., Murzina S.A. and Pekkoeva S.N. 2019b. The lipid sac – a unique provisory structure of the representative of arctic-boreal ichthyofauna – *Leptoclinus maculatus* (Fries 1838). Materials of International Youth Scientific Forum “Lomonosov – 2019”. Ed. I.A. Aleshkovsky, I.A. Adrijanov, E.A. Antipov. MAKS Press. Moscow: Electronic resource. [In Russian].

Korzh V.P., Baikova O.V. and Dmitrievskaya T.V. 1989. Microinjections of Fluorescing Substances in Embryos of the Loach *Misgurnus fossilis* L. 2. A Study of Morphology of Giant Syncytium Nuclei. *Ontogenez*, **20**(4): 357–363. [In Russian].

Korzh V., Dmitrevskaya T. and Kononenko, V. 1990. Microinjection of fluorescent dyes into loach embryos. 3: Photometry of yolk syncytium giant nuclei. *Ontogenez*, **21**(2): 96–99. [In Russian].

Kunz Y.W. 1964. Morphologische Studien fiber die embryonale und postembryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonderer Berficksichtigung des Dottersystems und der Leber. Revue Suisse de zoologie, **71**: 445–525.

Kunz Y.W. 2004. Developmental Biology of Teleost Fishes. Springer, Dublin, 636 p. https://proxy.library.spbu.ru:2151/10.1007/978-1-4020-2997-4

Lentz T.L. and Trinkaus J.P. 1967. A fine structural study of cytodifferentiation during cleavage, blastula, and gastrula stages of *Fundulus heteroclitus*. *The Journal of Cell Biology*, **32**(1): 121–138. https://doi.org/10.1083/jcb.32.1.121

Mani-Ponset L., Diaz J.P., Schlumberger O. and Connes, R. 1994. Development of yolk complex, liver and anterior intestine in pike-perch larvae, *Stizostedion lucioperca* (Percidae), according to the first diet during rearing. *Aquatic Living Resources*, **7**(3): 191–202. https://doi.org/10.1051/alr:1994021

Mani-Ponset L., Guyot E., Diaz J.P. and Connes R. 1996. Utilization of yolk reserves during post-embryonic development in three teleostean species: the sea bream *Sparus aurata*, the sea bass *Dicentrarchus labrax*, and the pike-perch *Stizostedion lucioperca*. *Marine Biology*, **126**(3): 539–547. https://doi.org/10.1007/BF00354636

Morrison C.M., Miyake T. and Wright Jr J.R. 2001. Histological study of the development of the embryo and early larva of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae). *Journal of Morphology*, **247**(2): 172–195. https://doi.org/10.1002/1097-4687(200102)247:2<172::AID-JMOR1011>3.0.CO;2-H

Morrison C.M. 1993. Histology of the Atlantic Cod, *Gadus morhua*: An Atlas. National Research Council Canada, Ontario, Ottawa, 496 p.

Ostaszewska T. 2005. Developmental changes of digestive system structures in pike-perch (*Sander lucioperca* L.). *Electronic Journal of Ichthyology*, **2**: 65–78.

Poupard G., André M., Durliat M., Ballagny C., Boeuf G. and Babin P.J. 2000. Apolipoprotein E gene expression correlates with endogenous lipid nutrition and yolk syncytial layer lipoprotein synthesis during fish development. *Cell and Tissue Research*, **300**(2): 251–261. https://doi.org/10.1007/s004419900158

Sire M.F., Babin P.J. and Vernier J.M. 1994. Involvement of the lysosomal system in yolk protein deposit and degradation during vitellogenesis and embryonic development in trout. *Journal of Experimental Zoology*, **269**(1): 69–83. https://doi.org/10.1002/jez.1402690109

Skjærven K.H., Finn R.N., Kryvi H. and Fyhn H.J. 2003. Yolk resorption in developing plaice (*Pleuronectes platessa*). The big fish bang. Proceedings of the 26th annual larval fish conference. Bergen: 193–209.

Takesono A., Moger J., Farooq S., Cartwright E., Dawid I.B., Wilson S.W. and Kudoh T. 2012. Solute carrier family 3 member 2 (Slc3a2) controls yolk syncytial layer (YSL) formation by regulating microtubule networks in the zebrafish embryo. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(9): 3371–3376. https://doi.org/10.1073/pnas.1200642109

Walzer C. and Schönenberger N. 1979. Ultrastructure and cytochemistry of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L. and *Salmo gairdneri* R.) after hatching. *Cell and Tissue Research*, **196(**1**)**: 75–93. https://doi.org/10.1007/BF00236349

Walzer C. and Schönenberger N. 1979. Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. *Cell and Tissue Research*, **196(**1**)**: 59–73. https://doi.org/10.1007/BF00236348

Представлена 9 октября 2019; принята 8 ноября 2019.